

УДК 576.895.42 : 599.323.4

**КЛЕЩИ СЕМЕЙСТВА CHEYLETIDAE (ACARI: PROSTIGMATA):
ФИЛОГЕНИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭВОЛЮЦИЯ
И АНАЛИЗ ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫХ СВЯЗЕЙ**

© А. В. Бочков

Подведены итоги современного состояния изученности клещей сем. Cheyletidae (Acari: Prostigmata). Изложены современные таксономические концепции этого семейства. Приведены данные по филогении, паразито-хозяйинным связям и географическому распространению. Дан анализ основных направлений эволюции хейлетид, приведших к возникновению у них паразитизма на птицах и млекопитающих.

Клещи сем. Cheyletidae (Acari: Prostigmata) представлены как хищниками, так и постоянными эктопаразитами наземных позвоночных. В настоящее время данное семейство насчитывает 360 видов из 73 родов и является наиболее многочисленным в пределах надсем. Cheyletoidea.

Хейлетиды имеют мировое распространение и известны из широчайшего спектра биотопов. Их можно встретить в почве, растительной подстилке и на живых растениях, в колониях насекомых, в гнездах млекопитающих и птиц. Некоторые формы хищников приурочены к весьма специализированным местообитаниям, как например очины перьев птиц, для других видов характерна форезия на насекомых, и, наконец, третьи — паразитируют на различных наземных позвоночных.

Хищные хейлетиды, обитающие на растениях, уничтожают мелких артропод, вредящих сельскохозяйственным культурам, или их яйца. Многие виды хейлетид относятся к так называемому «амбарному» комплексу и встречаются в домашней пыли, истребляя живущих там астигматических клещей. Среди паразитических хейлетид имеются эктопаразиты не только диких, но и домашних животных (кроликов, собак и кошек), некоторые из них способны переходить на человека, длительное время контактирующего с зараженными животными, и вызывать у него кожные поражения (Bronswijk, Kreek, 1976; Fain et al., 1982).

Таким образом, семейство хейлетид включает все переходные формы, от свободноживущих хищников до узкоспецифичных эктопаразитов млекопитающих и птиц. Поэтому оно представляется весьма интересным в теоретическом отношении для понимания путей возникновения паразитизма членистоногих на наземных позвоночных.

Вследствие высокой практической и теоретической значимости систематика хейлетид довольно интенсивно разрабатывалась с начала XIX в. (Leach, 1815; Oudemans, 1906; Baker, 1949; Summers, Price, 1970; Gerson et al.,

1999; Bochkov, Fain, 2001). Важнейший вклад в изучение хейлетид внесли русские акарологи (Захваткин, 1935; Дубинин, 1957) и особенно В. И. Волгин (1969), которому принадлежит монография «Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны». Публикация этой книги стимулировала изучение данного семейства, и число известных видов хейлетид со времени ее выхода возросло более чем в 2 раза. К сожалению, качество некоторых описаний, в особенности пакистанских и индийских авторов, являлось чрезвычайно низким, что существенно тормозило развитие систематики данной группы. В последние годы были предприняты ревизии большинства родов хейлетид, базирующиеся на изучении основных коллекций этих клещей из Института естественной истории (г. Брюссель, Бельгия), Зоологического ин-та РАН (г. С.-Петербург, Россия), коллекции Удеманса (г. Лейден, Нидерланды), Смитсоновского ин-та (г. Вашингтон, США) и др. (Fain et al., 1997; Bochkov, Mironov, 1999; Gerson et al., 1999; Fain, Bochkov, 2001a, b; Bochkov et al., 2002; Fain et al., 2002). Недавно была предложена новая филогенетическая система семейства и проведен анализ паразито-хозяйинных связей его представителей с наземными позвоночными (Bochkov, Fain, 2001). Таким образом, на сегодняшний день имеются таксономические сводки, содержащие ключи для определения, синонимию, изображения и данные по распространению для подавляющего большинства видов *Cheyletidae*, а также опубликованы фаунистические работы, посвященные хейлетидам из некоторых слабо изученных в данном отношении регионов, таких как Китай (Tseng, 1977), Малайзия (Fain, Nadchatram, 1980), Филиппины (Corpuz-Raros, 1998), Австралия (Gerson, 1994), и др. Внутреннее строение хейлетид, в отличие от многих групп протистических клещей, изучено довольно полно; собран большой материал по биологии некоторых видов, особенно имеющих значения для сельского хозяйства, ветеринарии или медицины (Акимов, Горголь, 1990). Все это позволяет на данном этапе исследований перейти к широкому обобщению, касающемуся эволюции этой группы.

Поэтому целью нашей статьи стал критический анализ накопленных знаний о разнообразии, филогении, эволюции, географическом распространении и паразито-хозяйинных связях хейлетид.

ИСТОРИЯ СИСТЕМАТИКИ СЕМЕЙСТВА

Сем. Cheyletidae было основано Личем (Leach, 1815). В конце XIX—начале XX в. в него включали различных паразитических протистов. Современные взгляды на таксономический состав Cheyletidae были заложены только в 1950-е годы в работах Дубинина (1957) и Бэйкера с соавторами (Baker et al., 1958).

Волгин (1969) в своей блестящей монографии дал подробный критический обзор известных к тому времени классификаций и впервые установил надродовые группировки хейлетид. Согласно его взглядам, семейство распадалось на 2 неравных по объему подсемейства: Cheyletinae (хищники — 130 видов, 47 родов, 8 триб) и Cheyletiellinae (паразиты позвоночных животных — 21 вид, 7 родов, 2 трибы). Признаками, характеризующими последнее подсемейство, являлись утрата гребневидных щетинок на лапках и зубцов на когтях пальп, вентрально загнутые когти пальп, генитальное отверстие самца, смещенное на дорсальную сторону, и редукция глаз. По нашему мнению, эти признаки возникают параллельно во многих семействах клещей, как адаптации к паразитическому образу жизни. Следует заметить,

что синапоморфий, свидетельствующих в пользу монофилии подсем. *Cheyletiellinae*, Волгину (1969) обнаружить не удалось. Поэтому выделение им данного подсемейства можно рассматривать как попытку противопоставления паразитических клещей свободноживущим средствами таксономии. Подсем. *Cheyletiellinae* являлось скорее экологической группировкой, объединяющей паразитических хейлетид, нежели чем отдельной филогенетической ветвью.

Почти одновременно с монографией Волгина (1969) появилась еще одна ревизия *Cheyletidae* (Summers, Price, 1970). Эта работа не внесла никаких принципиальных изменений в систему хейлетид, кроме описания нескольких новых видов и одного рода. Надродовая система, предложенная Волгиным (1969), не была использована этими авторами, сама монография содержала только диагнозы всех родов и примерно половины известных к тому времени видов и была весьма скудно проиллюстрирована.

В это же время другой американский акаролог Смайли (Smiley, 1970) возвел подсем. *Cheyletiellinae* в ранг семейства. В последующей работе он детализировал систему сем. *Cheyletiellidae*, придав входящим в него родам *Nihelia*, *Criokeron* и трибам *Ornithocheyletiini*, *Cheyletiellini*, *Teinocheyletini* статус подсемейств (Smiley, 1977). Дальнейший период изучения хейлетид ознаменовался описанием большого числа новых таксонов, в том числе и паразитических (см. сводку: Gerson et al., 1999).

Вместе с тем после описания ряда таксонов паразитических хейлетид провести границу между двумя хейлетидными семействами оказалось практически невозможно. Это было связано с тем, что подсемейства паразитов *Chelonotinae* и *Metacheyletiinae* имели признаки промежуточного характера между обоими семействами, например наличие гребневидной щетинки на лапке пальп, терминальное положение генитального отверстия самца, слабо изогнутые вентрально когти и др. (Fain, 1979). Поэтому Фэн (Fain, 1979) оставил в сем. *Cheyletiellidae* только типовое подсемейство, представители которого обладают таким аутапоморфным признаком, как отсутствие когтей на лапках всех ног, а остальные подсемейства перенес в *Cheyletidae*.

В более поздней работе, посвященной хетотаксии *Cheyletidae*, Фэн с соавторами (Fain et al., 1997) вернули сем. *Cheyletiellidae* в хейлетид в ранге подсемейства. Этот шаг был весьма обоснованным, поскольку представители подсем. *Cheyletiellinae* имеют типично хейлетидное строение, несмотря на такой яркий признак, как отсутствие когтей на лапках всех ног и другие отличия. Кроме того, в других подсемействах, представленных эктопаразитами млекопитающих, *Criokerontinae*, *Niheliinae* и *Teinocheyletinae*, когти на лапках хотя полностью и не исчезли, но подверглись значительной редукции, а у клещей последнего подсемейства имеются только на лапках I—II.

Согласно системе Фэна с соавт. (Fain et al., 1997), сем. *Cheyletidae* насчитывало 8 подсемейств, только 1 из которых (60 родов, 7 триб) было представлено хищниками, а остальные 7 — исключительно паразитами млекопитающих и птиц: *Metacheyletiinae* (1 род), *Teinocheyletinae* (1 род), *Chelonotinae* (4 рода), *Ornithocheyletiinae* (4 рода), *Cheyletiellinae* (2 рода), *Niheliinae* (4 рода), *Criokerontinae* (1 род).

Вариант системы семейства, предложенный Фэном с соавт. (Fain et al., 1997), имеет некоторые серьезные недостатки. Отказавшись от выделения сем. *Cheyletiellidae* и попыток сгруппировать подсемейства паразитических хейлетид, они, тем не менее, рассматривали их в оппозиции к хищным представителям семейства. Цитированные авторы объединили хищников

в подсем. Cheyletinae, упустив из внимания тот факт, что морфологические отличия между некоторыми родами являются значительно большими, чем между подсемействами паразитических клещей. Кроме того, поскольку подсем. Cheyletinae включало весьма морфологически разнородных клещей, его диагноз был весьма расплывчат.

Недавно был предложен новый вариант филогенетической системы хейлетид, разработанный с позиций парсимониальной кладистики, который был основан на 91 признаке внешней морфологии (Bochkov, Fain, 2001). В результате проведенного анализа в составе семейства было выделено 14 надродовых группировок, которым был придан ранг триб: Acaropsellini, Bakini, Cheletogenini, Cheletomorphini, Cheletosomatini, Chelonotini, Cheyletiini, Cheyletiellini, Cheyletini, Criokerontini, Metacheyletiini, Niheliini, Ornithocheyletiini, Teinocheyletini. Кроме того, еще одна триба, которая включает роды *Caudacheles* и *Alliea*, была выделена без названия (unnamed tribe). Волгин (1969) выделял последний род в монотипическую трибу Allieini. К сожалению, клещи данного рода известны только по самцам, в то время как представители рода *Caudacheles* описаны исключительно по самкам. Некоторые признаки этих своеобразных клещей, такие как субапикальное положение соленидия *omega* на лапках I, веерообразная защитная щетинка этого соленидия, когти пальп, лишенные зубцов, и др., указывают на их близкое родство. Однако только находка самки *Alliea* сможет подтвердить предположение о близком родстве этих родов и валидность установленной Волгиным (1969) трибы Allieini.

Таким образом, в новой системе (Bochkov, Fain, 2001) нашли место практически все надродовые группировки хейлетид, предложенные Волгиным (1969), Смайли (Smiley, 1977) и Фэном (Fain et al., 1997). Помимо того, была выделена новая триба Cheletomorphini и произведена перегруппировка родов между трибами. Для всех надродовых таксонов были разработаны подробные диагнозы и в ряде триб установлены родовые группировки. Полученные результаты отчетливо показали, что большинство триб паразитических хейлетид не являются близкородственными, а следовательно, паразитизм независимо возникал в разных ветвях семейства. По нашему мнению, дальнейшее изучение макрофилогении хейлетид должно быть направлено на исследование связей их паразитических представителей с разными группировками хищников.

ПОЛОЖЕНИЕ ХЕЙЛЕТИД В СИСТЕМЕ PROSTIGMATA

Положению и родственным связям сем. Cheyletidae в системе протистигмат недавно была посвящена специальная публикация (Бочков, 2002). Данное семейство является центральным таксоном надсем. Cheyletoidea, которое включает еще 6 семейств, представленных облигатными и высокоспецифичными паразитами позвоночных животных: Cloacaridae, Demodocidae, Epimiodicidae (выделено из состава Cloacaridae), Harpirhynchidae (включая Ophioptinae — см.: Bochkov et al., 1999), Syringophilidae и Psorergatidae. Сем. Myobiidae, объединяющее глубоко специализированных эктопаразитов мелких млекопитающих, было выделено из состава Cheyletoidea в отдельное подсемейство, как это предлагалось еще Волгиным (1969). Жизненный цикл миобиид включает 3 нимфальных стадии, в то время как у остальных хейлетоидей этих стадий только 2. Формулы хетомов ног и идиосомы не выводятся не только из хейлетоидного, но даже из примитивного хетомы дру-

гих свободноживущих клещей, родственных Cheyletoidea. Поэтому сем. Murobiidae не является близкородственным хейлетоидеям, и положение его в системе Prostigmata трудно установить в настоящее время (Бочков, 2002). В пределах надсем. Cheyletoidea хейлетиды являются сестринской группой сем. Syringophilidae, представленного паразитами, населяющими очины перьев птиц. На высокую степень родства этих групп указывает большое сходство строения признаков туловища и ног (Волгин, 1969; Kethley, 1970; Бочков, 2002). По сути синрингофилиды являются глубоко специализированными хейлетидами, членики пальцев которых слились и утратили такие структуры, как коготь и гребневидные щетинки. Лишь отсутствие форм, переходных по своей морфологии между этими семействами, мешает включить Syringophilidae в состав хейлетид в качестве отдельного подсемейства. Синрингофилиды, вероятно, произошли от хейлетоподобного предка, жившего в птичьих гнездах. Они паразитируют на представителях 12 отрядов группы Paraneornithes (Galliformes, Anseriformes) и Neornithes (Passeriformes, Charadriiformes и др.). Вероятно, их предки перешли от гнездового хищничества к паразитизму на птицах не позднее Верхней Юры, поскольку расхождение данных групп хозяев датируется этим временем (Курочкин, 1993).

Родственные связи самого надсем. Cheyletoidea четко прослеживаются. Это надсемейство относят к подкогорте Raphignathae когорты Eleutherengonina, включающей надсемейства Tetranychosidea, Eriophyoidea и Rahignathosidea (Krantz, 1978). Первые 2 надсемейства представлены специализированными клещами-паразитами различных растений; последнее надсемейство включает только хищные формы. Подкогорта Raphignathae характеризуется отсутствием дорсальной щетинки хелицер, трихоботрий, половых присосок и стадий дейтонимфы в жизненном цикле, а также наличием одной или двух щетинок на коксах, различной степенью слияния базальных члеников хелицер и другими признаками (Kethley, 1982).

ЭВОЛЮЦИЯ ХЕЙЛЕТИД И АНАЛИЗ ИХ ХОЗЯИННЫХ СВЯЗЕЙ

В настоящее время сем. Cheyletidae включает 360 видов из 73 родов. 280 видов из 54 родов (77.8 %) представлены хищниками, а 80 видов из 19 родов (23.2 %) являются эктопаразитами птиц и млекопитающих.

Вероятно, предки хейлетид были хищниками, которые поедали мелких артропод и их яйца. Они обитали в почвенной подстилке, из которой в дальнейшем шло их расселение, породившее специализированные фауны хейлетид, связанные с растениями, с гнездами позвоночных хозяев, а затем и самими хозяевами (Волгин, 1969).

Филогения и современное распределение хейлетоидных клещей по таксонам хозяев показывают, что после отщепления эволюционного ствола, ведущего к семействам Cheyletidae и Syringophilidae, клещи надсем. Cheyletoidea перешли к паразитизму на общих предках синапсид и диапсид (Бочков, 2002). Линии эволюции собственно хейлетид, оставшихся хищниками, и остальных хейлетоидей, ставших на путь паразитизма, разошлись не позднее Каменноугольного периода, поскольку время дивергенции позвоночных животных на синапсид и диапсид обычно датируется его началом (Кэрролл, 1992).

Как уже упоминалось выше, в пределах семейства представлены все варианты, от свободного хищничества до облигатного эктопаразитизма (Волгин, 1969; Fuin et al., 1997; Bockhov, Fain, 2001).

Хищные хейлетиды

Хищные хейлетиды принадлежат к восьми трибам. Для большинства из них, особенно живущих на растениях или в растительном опаде, свойственна неотрихия, проявляющаяся только в хетоме туловища (Fain et al., 1997). Крупные и многочисленные щетинки туловища иногда имеют крайне причудливую форму и могут образовывать так называемый пластрон. Функциональное назначение пластрона до конца не известно. Вероятно, он удерживает влагу и обладает рядом других защитных функций. Гнатосома хищников обычно хорошо развита, пальпы несут 1 или 2 гребневидных щетинки, ноги у большинства форм стройные, генитальное и анальное отверстия расположены вентрально.

Триба Cheyletini (20 родов) представлена в основном наименее специализированными клещами, вероятно напоминающими по своему строению предполагаемых предков семейства. Роды, входящие в эту трибу, распадаются на группировки, довольно хорошо очерченные морфологически и экологически.

Клещи родов *Lepidocheyla* и *Pavlovskicheyla* связаны с исходной средой обитания хейлетид — растительным опадом; они найдены также в навозе, а 1 вид перешел к паразитизму под элитрами жуков сем. Tenebrionidae (Thewke, Enns, 1975). Экология представителей рода *Ker*, 3-го члена этой группировки, остается еще неясной. Его единичные представители были встречены в растительном опаде, запасах зерна и гнездах птиц (Gerson et al., 1999; Fain, Bochkov, 2001a).

Безглазые клещи родов, близких к *Cheyletus*, таких как *Eucheyletia*, *Zachvatkiniola*, *Cheletonella* и *Camincheyletus*, в основном связаны с гнездами позвоночных и, вероятно, уже вторично — с хранилищами зерна, домашней пылью и другими синантропными местообитаниями (Fain, Bochkov, 2001b). Весьма вероятно, что ближайших родственников паразитических хейлетид некоторых триб стоит искать в пределах именно этой группировки. Такой переход от гнездового хищничества к паразитизму довольно обычен среди артропод (Беклемишев, 1970). Например, в трибе Cheyletini известен род *Hylopecheyla*, чьи представители, паразитирующие на южно-азиатских белках и тупайях, еще не успели утратить признаки строения, типичные для клещей группы родов *Cheyletus* (Fain, Nadchatram, 1980; Fain, Bochkov, 2001a). Кроме того, хищные клещи трибы Cheletosomatini, обитающие в очинах перьев птиц, также весьма близки по своей морфологии к *Cheyletus*-подобным хищникам.

Другое эволюционное направление, представленное в трибе Cheyletini, — дендрофильные клещи, свободно обитающие в кроне деревьев, кустарников или на травах. Эти клещи имеют глаза и габитуально подразделяются на 2 типа. 1-й тип представлен коротконогими клещами самого многочисленного среди хищных хейлетид рода *Cheletomimus* и близкого к нему рода *Tutacheyla* (Fain et al., 2002). 2-й тип включает относительно длинноногих клещей родов *Cheletacarus*, *Cheletophanes*, *Nodele*, *Paracheyletia* и *Paracheyletiella*.

Представители рода *Cheletophyes* связаны с пчелами подсем. Xylcopinae (Fain, Bochkov, 2001a). Эти клещи обитают в гнездах пчел и расселяются с помощью форезии. Они истребляют других гнездовых обитателей, главным образом клещей сем. Chaetodactylidae (Astigmata), которые питаются пищевыми запасами, причиняя тем самым большой вред. Вероятно, важная роль хейлетид в регуляции численности других микроартропод пчели-

ных гнезд послужила причиной развития у ксилокопин специальных грудных (торакальных) акаринариумов для переноса этих клещей в новые гнезда (O'Connor, 1993).

Клещи трибы Acaropseini (8 родов) связаны в основном с гнездами грызунов и сельскохозяйственными запасами. Иногда их можно встретить в почве или растительном опаде. Эти клещи имеют более специализированный облик, чем представители предыдущей трибы. Очень своеобразное строение имеют представители рода *Chelacheles*, обитающие в коре деревьев и ходах короедов. Их тело вытянуто и слабо склеротизованно, конечности короткие. По своему морфотипу они весьма напоминают представителей трибы Bakini (1 род), которые также известны из коры деревьев, растительной подстилки и гнезд насекомых.

Клещи таких родов, как *Neochelacheles* и *Paracaropsis*, форезируют на насекомых (Smiley, Williams, 1972; Klimov, 1998).

Представители трибы Cheletomorphini (2 рода) являются специализированными хищниками, обитающими в кроне деревьев и кустарников. Их передние ноги отличаются необычайной длиной и заканчиваются на вершине парой бичевидных щетинок. Вероятно, эти щетинки служат своеобразными осязательными детекторами, которые помогают обнаружить потенциальную жертву. Для более легкого расселения по растениям некоторые представители этой трибы приспособились к форезии на насекомых. Так, например, весьма обычны находки *Cheletomorpha lepidopterorum* (Shaw, 1794) на бабочках (Van Eynhoven, 1964).

Клещи трибы Cheletogenini (3 рода) близки по своему облику и экологии к представителям предыдущей трибы. Их передние ноги полностью модифицированы в «детекторы». Они лишены предлапки и коготков, довольно короткие, но несут пару очень длинных и крепких тактильных щетинок, служащих для обнаружения жертвы.

Триба Cheyletiellini (14 родов) наиболее разнообразная и процветающая среди хищных хейлетид после Cheyletini. Однако в отличие от них клещи этой трибы в основном связаны с растениями или растительными остатками и лишь случайно попадают в гнезда позвоночных. По-видимому, форезия на насекомых появилась как следствие дендрофилии у многих представителей данной трибы. Клещи родов *Hypopicheyla*, *Cheyletia* и, особенно, *Samsinakia* имеют весьма специализированный облик. Идиосома самок этих клещей характерной «гипопусовидной» формы, гнатосома смещена на вентральную сторону и почти полностью скрыта под козырьковидным выростом идиосомы, дорсальные щетинки идиосомы превратились в пластинки, плотно прилегающие друг к другу. Такие модификации выработались, вероятно, как приспособления к форезии на определенных группах насекомых, клопах-подкорниках (Aradidae) у первых двух родов или жуках-чернотелках (Tenebrionidae) у видов рода *Samsinakia* (Волгин, 1969; Bochkov, Mironov, 1998). По-видимому, эти клещи, самцы и преимагинальные стадии которых неизвестны, населяют какие-то весьма специфические местообитания, часто посещаемые подкорниками или чернотелками (Волгин, 1969). Некоторые виды связаны с гнездами насекомых, например клещи рода *Hoffmannita* являются обитателями муравейников.

Триба Cheletosomatini (5 родов) включает хищников, которые обитают в очинах перьев птиц и питаются населяющими их астигматическими клещами и клещами сем. Syringophilidae. Все эти клещи являются специализированными хищниками, выработавшими в процессе эволюции многочисленные адаптации к жизни внутри очин. Однако они весьма близки мор-

фологически к хищным клещам группы *Cheyletus* и, вероятно, произошли от общего с ними предка, обитавшего в гнездах птиц. Оба вида рода *Cheletoides* связаны с куринообразными птицами (Galliformes). Единственный вид рода *Eucheletopsis* найден на ласточке рода *Hemiprogne*, а представитель монотипического рода *Cheletosoma* связан с южно-американскими попугаями. Род *Metacheyletoides* включает виды с курообразных и кукушкообразных (Cuculiformes). Виды с кукушкообразных образуют в этом роде отдельную группу, возможно заслуживающую родового статуса (Bochkov, Fain, 2001). Клещи рода *Cheletopsis* связаны исключительно с ржанкообразными (Charadriiformes) (Bochkov et al., 2002). Специфичность клещей данной трибы к хозяевам различна. Некоторые виды ограничены в своем распространении хозяевами одного рода. Другие виды встречаются на птицах из разных семейств ржанкообразных.

Паразитические хейлетидаы

Паразитические хейлетидаы представлены 7 трибами, причем паразиты птиц насчитывают 14.1 % от общего числа видов в семействе (51 вид, 5 родов, 2 трибы), а паразиты млекопитающих 8.1 % (29 видов, 14 родов, 5 триб). Большинству паразитических хейлетидаы свойственна утрата гребневидных щетинок пальп. Неотрихия встречается редко. Когти ног у паразитов птиц очень крупные, тогда как у паразитов млекопитающих они сильно редуцированы или вообще исчезли. Интересно отметить возникновение сходных адаптаций к паразитизму на коже хозяев как птиц (Ornithocheyletiini), так и млекопитающих (Cheyletiellini). Они заключаются в таких преобразованиях, как когти пальп, изогнутые в вентральном направлении, удлинённые задние терминальные щетинки 15 и смещение у самцов анально-генитального отверстия на дорсальную сторону тела.

Паразиты птиц. Триба Ornithocheyletiini (4 рода) представлена эктопаразитами, обитающими на кожных покровах птиц. В пределах трибы имеется 2 типа пищевой специализации — лимфофагия (*Ornithocheyletia*) и гематофагия (*Bakericheyla*). Для большинства видов этой трибы характерно прядение групповых или индивидуальных паутиных чехликов. Паутиные чехлики являются защитой для самих клещей или отложенных ими яиц и позволяют стабилизировать терморегим (Акимов, Горголь, 1990).

Клещи рода *Neocheyletiella* (13 видов) являются моноксенными или олигоксенными эктопаразитами, связанными с двумя отрядами птиц — Passeriformes и Columbiformes. Клещи рода *Bakericheyla* (5 видов) известны с птиц родственных отрядов Apodiformes, Coraciiformes и Passeroformes. Они обладают довольно низкой специфичностью к хозяевам. Например, вид *Bakericheyla chanayi* (Berlese, Trouessart, 1887) известен с птиц не только разных семейств, но и отрядов (Акимов, Горголь, 1990). Род *Ornithocheyletia* (31 вид) представлен паразитами 5 отрядов птиц Columbiformes, Galliformes, Passeriformes, Piciformes и Psittaciformes. Виды этого рода являются в основном моноксенными или олигоксенными эктопаразитами. Клещи монотипического рода *Apodicheles* известны только со стрижей (Apodiformes).

Таким образом, клещи трибы Ornithocheyletiini зарегистрированы на представителях 6 отрядов птиц, относящихся к 2 филогенетическим линиям — Paraneornithes и Neornithes. Вероятно, предки этой трибы паразитировали еще на общих предках этих групп птиц.

Триба Metacheyletiini включает только 1 род, представленный 3 видами (Atyeo et al., 1984; Fain, Bochkov, 2003), обитающими в очинах. Считалось,

что виды этого рода связаны исключительно с попугаями Старого и Нового Света (Atyeo et al., 1984). Однако совсем недавно в очинах перьев *Serinus mozambicus* (Passeriformes: Fringillidae) из тропической Африки был обнаружен новый вид, несомненно принадлежащий к этому роду (Fain, Bochkov, 2003). Довольно трудно объяснить данную находку случайной контаминацией, поскольку клещи, их яйца и линочные шкурки были найдены внутри очина.

Биология видов рода *Metacheyletia* до сих пор не известна. Этио с соавторами (Atyeo et al., 1984) полагают, что эти клещи являются хищниками, поскольку их хелицеры слишком короткие, чтобы проколоть стенку очина. Кроме того, во всех случаях они были найдены вместе с сирингофилидными клещами. Бочков и Фэн (Bochkov, Fain, 2001), напротив, считают их паразитами, указывая на наличие у этих клещей признаков, свойственных паразитам: коротких лапок ног I—III, редукцию ног IV, коротких и гладких щетинок лапок пальп, небольших размеров гнатосомы и др. По-видимому, эти клещи, подобно неполовозрелым сирингофилидам, используют для питания отверстия в стенках очин, сделанные половозрелыми *Syringophilidae*. Это предположение объясняет факт обнаружения видов *Metacheyletia* вместе с сирингофилидами.

Паразиты млекопитающих — весьма разнообразная и сборная в таксономическом отношении группировка хейлетид, насчитывающая 5 триб. Подробный анализ паразито-хозяйинных связей хейлетид и млекопитающих дан в работе Бочкова и Фэна (Bochkov, Fain, 2001). Специализация этих хейлетид, по-видимому, развивалась в 3 основных направлениях. 1-е направление представлено клещами трибы *Chelonotini*, которые обитают в ушных раковинах грызунов, главным образом сем. *Sciuridae*. 2-е направление включает клещей триб *Criokerontini* и *Niheliini*. Эволюция этих клещей идет в сторону освоения волосяного покрова хозяев. 3-е направление связано с адаптациями к кожным покровам млекопитающих, оно включает таких глубоко специализированных паразитов, как клещи триб *Cheyletiellini* и *Teinocheyletini*.

Триба *Chelonotini* (4 рода) включает 3 вида, связанных с грызунами, ориентальными белками, и 1 вид — с мышовками (*Sminthidae*). Это наименее специализированные в морфологическом отношении паразиты, сохранившие многие черты своих хищных предков. В то же время они обладают и рядом весьма продвинутых признаков, каковыми являются выросты на лапках и коксах, расширенные когти пальп и др. Это единственная триба паразитических хейлетид, самцы и неполовозрелые стадии которой до сих пор не найдены. Можно предположить, что они обитают в гнездах хозяев-грызунов, что являлось бы еще одним доказательством относительно недавнего возникновения паразитизма в данной группе клещей.

Триба *Criokerontini* включает всего 2 вида единственного рода, которые паразитируют на тупайях. Гнатосома этих клещей хорошо развита и несет мощные загнутые шипы для удержания на волосах или коже хозяина. Такой признак, как сохранившаяся гребневидная щетинка лапок пальп, свидетельствует в пользу относительной примитивности данной группы паразитов.

Триба *Niheliini* (4 рода) включает 5 видов, паразитирующих на приматах, хищных и грызунах. Пальпы и идиосома этих клещей несут черты глубокой специализации к паразитическому образу жизни. На некоторую примитивность данной трибы указывает сохранившаяся гребневидная щетинка лапок пальп у самцов. Клещи этой трибы демонстрируют ряд черт, сближающих их с клещами трибы *Criokerontini*, например звездообразный соленидий ко-

лен I. Оба вида рода *Nihelia* связаны с мелкими мангустами родов *Herpestes* и *Cynictis* (Carnifora: Viverridae). Представители монотипического рода *Galogocheles* паразитируют на лори рода *Galago* (Primates: Lorisidae). Виды монотипических родов *Sciurocheyla* и *Smileycheles* были найдены соответственно на грызунах родов *Menetes* (Sciuridae) и *Zenkerella* (Anomaluridae). Следует отметить, что валидность рода *Smileycheles* вызывает у нас определенные сомнения, поскольку его представители крайне близки по своей морфологии к *Sciurocheyla squamosus* (Domrow, Baker, 1963). Только повторная находка *S. squamosus* с типового вида хозяина позволит разрешить этот вопрос.

Триба Cheyletiellini (2 рода) представлена преимущественно паразитами зайцеобразных (Lagomorpha). Наиболее заметная отличительная черта клещей этой трибы — отсутствие когтей на лапках всех ног. Интересной адаптацией, обеспечивающей встречу полов и характерной для многих паразитических Astigmata, является скрепление самцов Cheyletiellini с женскими телеонимфами. Однако в данном случае самец прикрепляется к телеонимфе не с помощью аданальных присосок, как это имеет место у многих Astigmata, а зажимает сверху своими пальцами ее гнатосому. Таким образом, телеонимфа в отличие от самца может свободно питаться. Подобно хейлетидам, паразитирующим на птицах, самки трибы Cheyletiellini используют паутину для покрытия отложенных яиц. Однако в данном случае яйцо прикрепляется с помощью слизи в основании волоса хозяина, а затем обматывается паутиной. Род *Cheyletiella* включает 6 видов, из них 4 вида паразитируют на зайцах и кроликах (Leporidae), 1 вид известен с собак, 1 вид описан с кошки и 1 неописанный вид был собран с лисы «silver fox» (Smiley, 1977). Мы полагаем, что паразитизм видов этого рода на хищных имеет вторичное происхождение. Вероятно, некоторые представители этого рода перешли к паразитизму на хищников с их жертв из семейства заячьих. Дерматиты, вызываемые у человека *Cheyletiella jasguri* Smiley, 1970 (паразит собак), довольно частое явление. Сами клещи, однако, никогда не были обнаружены на коже человека, и чесотка возникала при контакте с зараженной собакой (Fain et al., 1982). Клещи рода *Eucheyletiella* (7 видов) связаны с пищухами (Ochotonidae). Большинство представителей этого рода — моноксенные паразиты (Bochkov, Mironov, 1999). Протонимфы *Eucheyletiella* имеют шпору на бедрах третьей пары ног, между этой шпорой и поверхностью самого членика надежно зажимается волос хозяина. Наличие шипов у данной стадии развития — скорее исключение, чем правило для клещей трибы Cheyletiellini, поскольку ярко выраженные выросты и крючья на ногах и теле этих клещей отсутствуют.

Триба Teinocheylini включает только 2 вида одного рода *Teinocheylus*. Клещи данной трибы являются, по-видимому, наиболее специализированными среди паразитов млекопитающих. Предполагается, что их хозяева — грызуны сем. Chenodactylidae являются старейшей группой среди рецентных грызунов (Hartenberge, 1985). Тело этих клещей сильно вытянуто, щетинки тела приобрели ланцетовидную форму, сходную с таковой у весьма специализированных эктопаразитов сем. Myobiidae. Когти последней пары ног утрачены. Стадия личинки протекает в яйце, из которого вылупляется протонимфа.

В заключение характеристики хейлетид, паразитирующих на Mammalia, мы попытаемся проанализировать причины крайне мозаичного распространения этих паразитов по таксонам млекопитающих.

Основная причина мозаичного распространения этих клещей заключается в их многократном переходе к паразитизму на разных группах млекопи-

тающих. Обитание в гнездах потенциальных хозяев и высокая экологическая пластичность хейлетид сделали такой переход сравнительно легким. Поэтому паразитизм независимо и в разное время возник в нескольких линиях этих клещей.

Хейлетида, так же как и *Myobiidae*, связаны с относительно мелкими млекопитающими. Миобииды, без сомнения, являются более древними и глубоко специализированными паразитами, чем хейлетида. Их строение претерпело большие изменения вследствие паразитического образа жизни (Fain, 1994). Единственным отрядом, на представителях которого совместно обитают клещи этих 2 семейств, являются грызуны. Однако и в этом случае они, как правило, паразитируют на хозяевах, относящихся к разным таксонам. *Cheyletidae* связаны с грызунами свободного от миобиид семейства беличьих. Из весьма богатого представителями инфраотряда *Myomorpha*, на котором широко распространены *Myobiidae*, хейлетида *Muricheyla sicista* (Fain, 1972) зарегистрированы только на одном виде мышовок *Sicista subtilis*, причем миобиидные клещи на мышовках отсутствуют. Известно только 2 случая обитания хейлетид и миобиид на грызунах, относящихся к 1 таксону ниже ранга подсемейства: на представителях одного сем. *Anomaluridae*, но разных родов: *Idiurus* (для миобиид) и *Zenkerella* (для хейлетид); на одном виде — *Stenodactylus gundii* (*Stenodactylidae*). По питанию лимфой, меж- и внутриклеточным содержимым живых клеток эпителия (Акимов, Горголь, 1990) и образу жизни хейлетида млекопитающих близки к *Myobiidae*. Поэтому мозаичное распространение *Cheyletidae* по таксонам млекопитающих может быть частично объяснено конкурентными отношениями между ними и миобиидами. Будучи без сомнения более молодыми паразитами, чем миобииды, хейлетида смогли в большинстве случаев освоить только тех хозяев, которые по каким-либо причинам были свободны от миобиид.

Сравнивая паразитические связи хейлетид с млекопитающими и птицами, можно увидеть, что хейлетида более широко распространены на птицах, чем на млекопитающих. Фактически если признать трибы *Ornithocheyletiini* и *Metacheyletiini* не близкородственными, то можно утверждать, что паразитизм хейлетид на птицах возникал не более чем 2 раза. Клещи трибы *Ornithocheyletiini* паразитируют на птицах, принадлежащих к ветвям *Paraneornithes* и *Neornithes*, расхождение которых датируется Поздней Юрой (Курочкин, 1993). Поэтому, вероятно, переход клещей данной трибы к паразитизму произошел не позднее этого времени, хотя возможность вторичного перехода этих клещей с одной филогенетической ветви хозяев на другую нельзя полностью исключить. В пользу нашей гипотезы говорит моноксентность большинства представителей трибы *Ornithocheyletiini*. Таким образом, паразитизм хейлетид на птицах возник раньше, чем на млекопитающих. Паразитизм на млекопитающих возник как минимум 5 раз (*Hylopecheyla*, трибы *Chelonotini*, *Criocerontini*—*Niheliini*, *Cheyletiellini*, *Teinocheylini*). Причем мы можем наблюдать среди их паразитов как группы, еще не утратившие облика, присущего хищникам (*Hylopecheyla*), так и глубоко специализированных эктопаразитов (*Teinocheylus*).

Мозаичное распределение паразитических хейлетид по таксонам хозяев и их высокая экологическая пластичность, позволившая им паразитировать на довольно широком в филогенетическом отношении круге хозяев, сделали затруднительным использование их в качестве «филогенетических маркеров» на высоких уровнях таксономической иерархии (Nutting, 1985). Хотя в пределах более узких таксономических групп в ряде случаев они мо-

гут выступать как надежные индикаторы филогении своих хозяев, например виды трибы Cheyletiellini и, возможно, виды рода *Ornithocheyletia*.

Заклячая данный раздел, хочется отметить необыкновенное разнообразие путей эволюции данной группы клещей. Адаптации к хищному образу жизни, такие как наличие стилофора, мощные колющие хелицеры, ядовитые и паутинные железы, особенности ферментативной системы (Акимов, Горголь, 1990), а также исключительная экологическая пластичность этих клещей открыли перед ними широкие эволюционные возможности. В настоящее время можно выделить несколько основных направлений в эволюции хейлетид. Это, во-первых, хейлетида, являющиеся хищниками-дендрофилами; во-вторых, клещи-нидиолы гнезд позвоночных животных; в-третьих, паразиты млекопитающих и птиц. Связи хейлетид с насекомыми довольно редки, в ряде случаев носят случайный характер и, как правило, ограничены форезией или обитанием в их гнездах или колониях. Причем стоит заметить, что, в свою очередь, насекомые, тесно связанные с представителями некоторых родов хейлетид, пчелы подсем. *Xylocorinae* или жуки сем. *Tenebrionidae* часто роют норки или обитают непосредственно в гнездах мелких млекопитающих. Эти факты могут объяснить возникновение тесных связей между хейлетидами и данными группами насекомых.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ХЕЙЛЕТИД

Анализ географического распространения хейлетид целесообразно ограничить хищными представителями семейства, поскольку ареалы паразитических хейлетид, весь жизненный цикл которых протекает на хозяине, в той или иной степени совпадают с ареалами последних (Волгин, 1969). То же самое можно сказать и о хищниках трибы *Cheletosomatini*, обитающих в очи- нах перьев птиц.

Зоогеографический анализ хейлетид не предпринимался со времени выхода монографии Волгина (1969). Современные данные о распределении родов хищных хейлетид по зоогеографическим областям приведены в таблице. Следует учитывать, что фауна хейлетид изучена довольно неравномерно. Лучше всего в этом отношении исследована Голарктика и особенно ее Палеарктическая часть (Волгин, 1969; Summers, Price, 1970). Эфиопская, Индо-Малайская и Австралийская фауны изучены более фрагментарно (Gerson, 1994; Corpuz-Raros, 1998; Gerson et al., 1999), тогда как Неотропическая область до сих пор остается почти неисследованной.

Из таблицы видно, что подавляющее большинство триб хейлетид представлено во всех зоогеографических областях. Исключение составляют клещи трибы *Cheyletiini* и родов *Alliea*, *Caudacheles*, которые отсутствуют в Неотропической области, что, видимо, объяснимо просто ее слабой изученностью.

Космополитическим распространением обладают клещи 10 родов (20 %): *Acaropsellina*, *Bak*, *Chelacaropsis*, *Cheletacarus*, *Cheletogenes*, *Cheletomorpha*, *Cheletomimus*, *Cheletonella*, *Cheyletus* и *Eutogenes*. Эти клещи часто встречаются в запасах зерна или обитают на окультуренных растениях. Субкосмополитическим распространением обладают клещи 3 родов (не найдены только в одной зоогеографической области): *Acaropsella*, *Prosocheyla* и *Gralacheles*. Интересно отметить, что наибольшим уровнем эндемизма обладают клещи трибы *Cheyletiini*, являющиеся большей частью свободноживущими хищни-

Распределение родов хищных хейлетид по зоогеографическим областям

Distribution of predatory cheyletid genera among zoogeographical regions

Трибы и роды клещей (число видов)	Зоогеографические области					
	Голарктическая		Эфиопская	Индо-Малайская	Неотропическая	Австралийская
	Палеарктика	Неарктика				
I. Cheyletiini	+	+	+	+	+	+
<i>Antribicheyla</i> (1)		+				
<i>Camincheyletus</i> (1)		+				
<i>Cheletacarus</i> (5)	+	+	+	+	+	+
<i>Cheletonella</i> (3)	+	+	+	+	+	+
<i>Cheletophanes</i> (2)	+					
<i>Cheletophyes</i> (7)				+	+	
<i>Cheyletus</i> (29)	+	+	+	+	+	+
<i>Eucheyletia</i> (10)	+	+				
<i>Cheletomimus</i> (36)	+	+	+	+	+	+
<i>Kenyacheylus</i> (1)			+			
<i>Ker</i> (5)	+	+	+	+		
<i>Laeliocheyletia</i> (1)					+	
<i>Lepidocheyla</i> (2)	+			+		
<i>Nodele</i> (5)	+	+		+		
<i>Paracheyletia</i> (3)	+	+				
<i>Paracheyletiella</i> (1)	+					
<i>Pavlovskicheyla</i> (3)	+	+		+	+	
<i>Tutacheyla</i> (1)				+		
<i>Zachvatkiniola</i> (1)	+					+
II. Acaropsellini	+	+	+	+	+	+
<i>Acaropsella</i> (5)	+	+	+	+	+	
<i>Acaropsellina</i> (12)	+	+	+	+	+	+
<i>Atarsicheylus</i> (1)		+				
<i>Chelacaropsis</i> (7)	+	+	+	+	+	+
<i>Chelacheles</i> (13)	+	+		+		
<i>Neocaropsis</i> (2)	+			+		
<i>Neochelacheles</i> (1)		+				
<i>Paracaropsis</i> (1)	+					
III. Cheletomorphini	+	+	+	+	+	+
<i>Cheletomorpha</i> (4)	+	+	+	+	+	+
<i>Mexeheles</i> (8)	+	+		+		+
IV. Cheletogenini	+	+	+	+	+	+
<i>Cheletogenes</i> (4 + видовой комплекс <i>scaber</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>Eutogenes</i> (13)	+	+	+	+	+	
<i>Prosocheyla</i> (8)	+	+	+	+		+
V. Cheyletiini	+	+	+	+		+
<i>Bothrocheyla</i> (2)	+	+				
<i>Cheyletia</i> (5)	+	+				
<i>Chiapacheylus</i> (3)	+	+				
<i>Columbicheyla</i> (2)	+	+		+		
<i>Cunlifella</i> (8)	+	+		+		

Трибы и роды клещей (число видов)	Зоогеографические области					
	Голарктическая		Эфиопская	Индо-Малайская	Неотропическая	Австралийская
	Палеарктика	Неарктика				
<i>Dubiniola</i> (3)	+			+		
<i>Grallacheles</i> (2)	+	+	+	+		+
<i>Granulocheyletus</i> (2)						+
<i>Hoffmannita</i> (4)	+	+		+		
<i>Hypopicheyla</i> (2)	+	+		+		
<i>Microcheyla</i> (3)	+	+		+		
<i>Neoeucheyla</i> (3)	+			+		
<i>Oudemansicheyla</i> (2)		+				+
<i>Samsinakia</i> (6)			+	+		+
VI. Bakini	+	+	+	+	+	+
<i>Bak</i> (11)	+	+	+	+	+	+
Триба без названия	+	+				
<i>Alliea</i> (2)		+		+		
<i>Caudacheles</i> (2)	+					
Всего родов	37 (75 %)	34 (69 %)	16 (32.6 %)	31 (63.2 %)	14 (28.6 %)	16 (32.6 %)

ками-дендрофилами или связанные форетическими отношениями с определенными группами насекомых.

Всего для Голарктики известно 43 рода хищных хейлетид (87.7 %), причем 14 родов, по-видимому, ограничены этой зоогеографической областью, и только 5 из них распространены как в Палеарктике, так и в Неарктике: *Bothrocheyla*, *Cheyletia*, *Chiapacheylus*, *Eucheyletia* и *Paracheyletia*. 5 родов известны только из Палеарктики: *Caudacheles*, *Cheletophanes*, *Neoeucheyla*, *Paracaropsis* и *Paracheyletiella*. 4 рода найдены только в Неарктике: *Antribicheyla*, *Atarsocheylus*, *Camincheyletus* и *Neochelacheles*. Представители остальных 29 родов, зарегистрированных в Голарктике, найдены также в других зоогеографических областях.

Все остальные зоогеографические области имеют по одному эндемичному для них роду хищных хейлетид: монотипические роды *Kenyacheylus* (Эфиопская обл.), *Tutacheyla* (Индо-Малайская обл.) и *Laeliocheyletia* (Неотропическая обл.), а также род *Granulocheyletus* (Австралийская обл.), включающий 2 вида.

К сожалению, данные по фауне Cheyletidae явно недостаточны, чтобы проследить историю ее формирования. Можно только констатировать тот факт, что это семейство в целом обладает крайне низкой степенью эндемизма и предположить его голарктическое происхождение, поскольку подавляющее большинство хейлетид связано с данной зоогеографической областью. Полученные данные могут отражать скорее степень изученности группы в том или ином регионе, чем реальное положение дел, и окончательные выводы можно будет сделать только после специальных фаунистических исследований в Австралии и, особенно, в Неотропиках.

Автор выражает глубокую признательность профессору Фэну (Prof. Fain Institute r. Sci. nat. Bel., Bruxelles, Belgium) за возможность изучения материалов его коллекции хейлетид и обсуждение вопросов систематики и эволю-

ции этих клещей. Мы признательны доктору биологических наук С. В. Миронову (Зоологический ин-т РАН) за обсуждение текста рукописи. Отдельно мы благодарим доктора биологических наук Н. А. Филиппову (Зоологический ин-т РАН), взявшую на себя труд научного редактирования статьи.

Настоящее исследование поддержано грантом INTAS (International Association for the promotion of co-operation with scientists from the New Independent States of the former Soviet Union), grant YSF 2002-0116/F4 и Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-49072).

Список литературы

- Акимов И. А., Горголь В. Т. Хищные и паразитические клещи-хейлетида. Киев, 1990. 120 с.
- Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I. Пути его возникновения (1951). Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Л., 1970. С. 261—288.
- Бочков А. В. Классификация и филогения клещей надсемейства Cheyletoidea (Acari: Prostigmata) // Энтомол. обзор. 2002. Т. 81. С. 488—513.
- Волгин В. И. Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны. Опр. по фауне СССР. Л., 1969. № 101. 432 с.
- Дубинин В. Б. Новая классификация клещей надсемейства Cheyletoidea W. Dub. и Demodicoidea W. Dub. (Acariformes, Trombidiformes) // Паразитол. сб. Л., 1957. Т. 17. С. 71—136.
- Захваткин А. А. Краткий определитель амбарных клещей. Изд. Ком. загот. с.-х. прод. при СНК СССР. М., 1935. 31 с.
- Курочкин Е. Н. Основные этапы эволюции класса птиц: Автореф. докт. дис. М., 1993. 64 с.
- Кэррол Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 1—3. М., 1992 (1993). Т. 1. 279 с.; Т. 2. 291 с.; Т. 3. 310 с.
- Atyeo W. T., Kethley J. B., Perez T. M. Paedomorphosis in Metacheyletia (Acari: Cheyletidae), with the description of a new species // J. Med. Entomol. 1984. Vol. 21, N 2. P. 125—131.
- Baker E. W. A review of the mites of the family Cheyletidae in the United States National Museum // Proc. U. S. Nat. Mus. 1949. Vol. 99, N 3238. P. 267—320.
- Baker E. W., Camin J. N., Cunliffe F., Woolley T. A., Yunker C. E. Guide to the families of mites // Inst. of Acarology. Maryland, 1958. P. 1—242.
- Bochkov A. V., Fain A. Phylogeny and system of the Cheyletidae (Acari: Prostigmata) with special reference to their host-parasite associations // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. (Entomol.). 2001. Vol. 71. P. 5—36.
- Bochkov A. V., Fain A., Dabert J. A revision of the genus Cheletopsis (Acari: Cheyletidae) // Bull. Soc. R. Belg. Entomol. 2002. Vol. 72. P. 5—26.
- Bochkov A. V., Mironov S. V. Samsinakia trilobitus sp. n., a new cheyletid mite from South India (Acari, Cheyletidae) // Entomol. Mitt. zool. Mus. Hamburg, 1998. Vol. 12. P. 256—268.
- Bochkov A. V., Mironov S. V. A systematic review of the parasitic mite genus Eucheyletiella Volgin, 1969 (Prostigmata: Cheyletidae) // Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. 1999. Vol. 96. P. 141—145.
- Bochkov A. V., Mironov S. V., Fain A. Phylogeny and host parasite relationships of the mite family Harpirhynchidae (Acari, Prostigmata) // Acarina, 1999. Vol. 7, N 2. P. 69—87.
- Bronswijk J. M., Kreek E. J. Cheyletiella (Acari: Cheyletidae) of dog, cat and domestic rabbit, a review // J. Med. Ent. 1976. Vol. 13, N 3. P. 315—327.
- Corpuz-Raros L. A. Twelve new species and one new record of Cheyletidae (Acari) from the Philippines // Int. J. Acarol. 1998. Vol. 24. P. 259—290.
- Fain A. Observations on cheyletid mites parasitic on mammals (Acari, Cheyletidae et Cheyletiellidae) // Acarologia. 1979. Vol. 21, N 3—4. P. 408—422.
- Fain A. Adaptation, specificity and host-parasite coevolution in mites (Acari) // Intern. J. Parasitol. 1994. Vol. 24, N 8. P. 1273—1283.

- Fain A., Bochkov A. V. A review of the genus *Cheyletus* Latreille, 1776 (Acari: Cheyletidae) // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. (Entomol.). 2001a. Vol. 71. P. 83–114.
- Fain A., Bochkov A. V. A review of some cheyletid genera (Acari: Prostigmata) with descriptions of new species // Acarina. 2001b. Vol. 9, N 1. P. 47–95.
- Fain A., Bochkov A. V. A new species of the genus *Metacheyletia* Fain, 1972 (Acari: Cheyletidae) parasitizing *Serinus mosambicus* (Passeriformes: Fringillidae) in Central Africa // Int. J. Acarol. 2003. Vol. 29, N 2. P. 119–121.
- Fain A., Bochkov A. V., Corpuz-Raros L. A. A revision of the *Hemicheyletia* generic group (Acari: Cheyletidae) // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. (Entomol.). 2002. Vol. 72. P. 27–66.
- Fain A., Nadchatram M. Cheyletid parasites or commensals in Malaysia (Acari: Cheyletidae) // Int. J. Acarol. 1980. Vol. 6. P. 191–200.
- Fain A., Smiley R. L., Gerson U. New observations on the chaetotaxy and the solenidiotaxy in the Cheyletidae (Acari: Prostigmata) // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. (Entomol.). 1997. Vol. 67. P. 65–87.
- Fain A., Scheepers L., De Groot W. Dermatite prurigineuse de longue durée chez une femme, produite par l'acarien parasite du chien *Cheyletiella yasguri* Smiley // Rev. Med. Liege. 1982. Vol. 37. P. 623–625.
- Gerson U. The Australian Cheyletidae (Acari: Prostigmata) // Invert. Tax. 1994. Vol. 8. P. 435–437.
- Gerson U., Fain A., Smiley R. L. Further observations on the Cheyletidae (Acari), with a key to the genera of the Cheyletinae and a list of all known species in the family // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. (Entomol.). Vol. 69. P. 35–68.
- Hartenberge J. L. The order Rodentia: major questions on their evolutionary origin, relationships and suprafamiliar systematics / Ed. by S. Anderson, J. K. Jones. Evolutionary relationships among rodents. New York, 1985. P. 1–33.
- Kethley J. B. A revision of the family Syringophilidae (Prostigmata: Acarina) // Contr. Amer. Entomol. Inst. 1970. Vol. 5, N 6. P. 1–76.
- Kethley J. B. Prostigmata. From synopsis and classification of living organisms / Ed. by S. P. Parker. McCraw-Hill, Inc. 1982. Vol. 2. P. 117–145.
- Klimov P. B. To the knowledge of mites and ticks (Acari) of Kuril Islands // Far Eastern Entomologist (Dalnevostochnyj Entomolog). 1998. Vol. 63. P. 1–36.
- Krantz G. W. A manual of Acarology (second edition). Corvallis. 1978. 509 p.
- Leach W. E. A tabular view of the external characters of animals, which Linne arranged under Insecta etc. // Trans. Linn. Soc. London, 1815. Vol. 11, N 2. P. 306–400.
- Nutting W. B. Prostigmata-Mammalia. Validation of coevolutionary phylogenies / Ed. by K. C. Kim. Coevolution of parasitic arthropods and mammals. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 1985. P. 559–640.
- O'Connor B. M. The mite community associated with *Xylocopa latipes* (Hymenoptera: Anthophoridae: Xylocopinae) with description of a new type of Acarinarium // Int. J. Acarol. 1993. Vol. 19, N 2. P. 159–166.
- Oudemans A. C. Revision des Cheletines // Mem. Soc. Zool. 1906. T. 19. P. 36–144.
- Smiley R. L. A review of the family Cheyletiellidae (Acarina) // Ann. Ent. Soc. Am. 1970. Vol. 63, N 4. P. 1056–1078.
- Smiley R. L. Further studies on the family Cheyletiellidae (Acarina) // Acarologia. 1977. Vol. 19, N 2. P. 225–241.
- Smiley R. L., Williams G. L. A new genus and species of Cheyletidae (Acarina) // Proc. Entomol. Soc. Washington. 1972. Vol. 74. P. 312–315.
- Summers F. M., Price D. W. Review of the mite family Cheyletidae. Berkeley. Los Angeles, 1970. Vol. 61. 95 p.
- Thewke S. E., Enns W. B. A new species of *Pavlovskicheyla* (Acarina: Cheyletidae) from elytra of *Platydemus ruficornis* (Coleoptera: Tenebrionidae) from Missouri // Acarologia. 1975. Vol. 17. P. 671–682.
- Tseng Y. H. A contribution to the knowledge of Formosan cheyletid mites // Proc. Nat. Sci. Coun. 1977. Vol. 10. P. 213–264.
- Van Eynhoven G. L. Cheletomorpha lepidopterorum (Sham, 1794) (= *Ch. venustissima*) (Acari, Cheyletidae) on Lepidoptera // Beaufortia. Ser. Misc. Publ. Zool. Mus. Amsterdam, 1964. Vol. 11. P. 53–60.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург

Поступила 15 IX 2003

MITES OF THE FAMILY CHEYLETIDAE (ACARI: PROSTIGMATA)
PHYLOGENY, DISTRIBUTION, EVOLUTION
AND ANALYSIS OF PARASITE-HOST ASSOCIATIONS

A. V. Bochkov

Key words: Cheyletidae, evolution, systems, phylogeny, mites, parasites of vertebrates, zoogeography.

SUMMARY

A modern system, phylogeny, distribution and host parasite relationships of cheyletid mites (Acari: Prostigmata: Cheyletidae) is shortly discussed. According to the phylogenetic hypothesis proposed by Bochkov and Fain (2001), the family Cheyletidae includes now 15 tribes: Acaropsellini, Bakini, Cheletogenini, Cheletosomatini, Chelonotini, Cheyletiini, Cheyletiellini, Cheyletini, Cheletomorphini, Criokerontini, Metacheyletiini, Niheliini, Ornithocheyletiini, Teinocheylini and one unnamed tribe including the genera *Caudacheles* and *Alliea*. The parasitic Cheyletidae were primarily free-living predators, frequently associated with nests of vertebrates. These mites, being predators, have numerous preadaptations to the parasitic mode of life and they possess high ecological plasticity. Therefore it was quite easy for these mites to adapt to parasitism on the vertebrates. According to our phylogenetical hypothesis, the parasitism on vertebrates has arisen independently in several phylogenetic lines of the cheyletids associated with nests of vertebrates. Such transition from nest predation to true parasitism probably occurred repeatedly and at different times. The cheyletid mites are more widely represented on birds than on mammals. Possibly, it is in relation with a more early origin of parasitism in the cheyletids associated with bird nests than in the cheyletids associated with mammal nests. An independent origin of the parasitism in many different cheyletid phyletic lines, arisen significantly later than the origin of such a parasitic group as myobiid mites, is probably the main reason, which could explain the recent mosaic distribution of the Cheyletidae among the mammalian taxa. Parasitic associations between cheyletids and vertebrates are more common than the associations between these mites and the invertebrates. In the invertebrates, these associations are generally restricted to a phoresy. The zoogeographical analysis showed that this family as whole is characterised by the extremely low endemisms. The most part of the free-living cheyletid mites are associated with Holarctic region (87 %) and, therefore, this family, probably, originated there.